云　南　植　物　研　究　1999，21（4）：442～448
Acta Botanica Yunnanica

部分国产半夏属植物的微形态特征和同工酶分析及其分类学意义

李　丽
（北京市蔬菜研究中心，北京　100089）

摘要：利用扫描电镜观察了半夏属（*Pinellia*）部分国产种的基生叶叶表皮与花粉的形态和微形态特征，发现叶表面有网眼状、斑点状、条纹状纹饰；表皮细胞形状呈四边形、五边形、六边形；气孔器的密度是（0.67～1.3）$\times 10^2/mm^2$，气孔器大小不一，保卫细胞形态椭圆形、长椭圆形；花粉形态近球形和球形，萌发孔是远极单萌发孔，有孔盖或无孔盖，外壁纹饰为刺突，刺突排列疏密不一。通过对部分国产种块茎中的过氧化物酶分析发现 POX 酶谱有 6 条带：A 带－F 带，其中滴水珠有 6 条带，掌叶半夏 4 条带，秭归半夏有 4 条带，半夏有 3 条带。这些特征和特点为属内种的分类和亲缘演化关系提供了更多的证据。在前人研究基础上，对该属的分类进行了讨论并写出新的检索表。笔者认为将秭归半夏做为一个独立的种更为合理，它和半夏的亲缘关系较近，是滴水珠向半夏进化的一个中间过渡类型，而掌叶半夏和半夏是较特化的类群。

关键词　半夏属；形态学；微形态学；同工酶分析；分类学意义
中图分类号：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(1999)04－0442－09

Micromorphological Characteristics and Enzyme Analysis of Some Chinese *Pinellias* and Their Taxonomic Significance

LI Li
（*Beijing Vegetable Research Center*，Beijing 100089）

Abstract：The micromorphology of basileaf and pollen of 5 species in *Pinellia* were observed under scanning electron microscope（SEM）. Observation results show that the surface of basileaves is covered with reticulate, spot stain or filamentous stripes. The shape of tridermal cell is polyangular. The density of stomatal apparatus is（0.67～1.3）$\times 10^2/mm^2$，and its size varies. The shape of guard cell and pollen grain are elliptic or long elliptic，and subsphaeroidal respectively. Aperture is alone apertune in polar with foramen or none. Exine sculpture is spinous process. Enzyme zymogram with A to F band was observed by examing peroxidase（POX）in culbs of Chinese *Pinellia* species. There are 6，4，4 and 3 bands in *P. cordata*，*P. pedatisecta*，*P. ziguiensis* and *P. ternata* respectively. A new key to species and phylogenetic relationship of *Pinellia* are given in this paper. The author believes it is reasonable that *P. ziguiensis* is middle species evoluted from *P. cordata* to *P. ternata*，while *P. ziguiensis* is considered as an independent species which phylogenetic relationship is closely interrelated to *P. ternata*. Moreover *P. pedatisecta* and *P. ternata* are

收稿日期：1998－09－21，1999－05－06 接受发表

special species.

Key words: *Pinellia* Morphology Micromorphology Enzyme analysis; Taxonomic sigificance

半夏属（*Pinellia*）从 Michele Tenone 于 1839 年建立以来，在 Engler（1905－1920）系统中属天南星科（Araceae）南星亚科（Aroideae）中的一个属。半夏是（Araceae）中的进化类群，在系统发育上，它和天南星属有密切的联系，是科内各族向前演化的特化类群(李恒，1986)。不少学者对本属种的分类进行了研究（胡世林，1977，1989；顾德兴等，1991；黄秀兰，1986)，但大多数学者的工作都限于 1～2 个种的分类记载和分布，自我国学者李恒（1979）在中国植物志 13（2）中记载了 5 个种以来，半夏属又分别发表了鹞落坪半夏 *P. yaoluopingensis* X. H. Guo et X. L. Liu，大半夏 *P. polyphylla* S. L. Hu，秭归半夏 *P. ziguiensis* L. Li（刘晓龙等，1986；胡世林，1984)。因为是特化类群，它的形态特征变异较大，而做为主要分类依据的花、花序的结构特征在本属内变化并不是很大，某些种的分类标准在实际工作中往往难以把握，针对此种情况，作者又进一步进行了国产部分半夏的叶片表皮和花粉形态的电子扫描显微镜的微形态观察和块茎中的 POX 分析，以求对形态上比较相象的种提供更多可靠的分类证据，并进一步进行该属的系统分类研究。

1　成熟叶片的叶表皮电子扫描观察

1.1 材料与方法　供研究用的材料见表 1。在成熟叶中小叶片的中间部分，切取 0.5 cm 宽的叶块，用戊二醛固定，凝结点干燥后，在 HITACHI S－450 型电子扫描电镜上观察照相(华中农业大学电镜室协助拍照)。

表 1　材料来源

Table 1　Origin of materials

种名	产地	标　本　号
大半夏　*P. polyphylla*	四川汉源县顺河乡	胡世林、侯燕来 829002
滴水珠 *P. cordata*	江西庐山二叠泉	李丽 91012
虎掌 *P. pedatisecta*	湖北中医院药植厂	李丽 91023
秭归半夏 *P. ziguiensis*	湖北中医学院药植厂，栽培	李丽 91022
秭归半夏 *P. ziguiensis*	湖北秭归芝兰峨嵋山村	张继庆 93004
半夏 *P. ternata*	湖北中医学院药植厂，栽培	李丽 91019
半夏 *P. ternata*	湖北神农架林区松柏镇	李丽 91004
狭叶半夏 *P. ternata* f. *angustata*	湖北中医院药植厂栽培	李丽 91021

1.2 结果　观察结果见表 2。

1.3 讨论　从以上观察结果可见，此观察的 3 个种，一个变型在叶片的微形态特征方面有所不同。对形态上比较相象的秭归半夏 *P. ziguiensis*，半夏 *P. ternata* 来说，秭归半夏的表皮细胞较大，叶片表面附属物少，叶反面表皮细胞轮廓清晰可见，气孔器分布少，气孔器小孔开得大，这些特征是它长期生长在潮湿、荫蔽的生态环境下形成的特点。而半夏的表皮细胞较小，叶反面附属物多，表皮细胞轮廓完全被附属物所掩盖，气孔器分布多，气孔器小孔开得小，这些特征与它长期生长在干燥、阳光充足的生态环境下相适应。而从形态特征来说，二者也不同，秭归半夏的块茎直径可达 3 cm，叶柄长可达 40 cm，中小叶长可

达 18 cm，小叶片呈倒卵状矩圆形。半夏块茎最大长到 2 cm，叶柄长可达 20 cm，小叶片长可达 10 cm，小叶片长圆状椭圆形或披针形，植物体较秭归半夏为小。结合细胞学资料，二者也不同，秭归半夏的染色体数 2n = 24 = 2x（李 丽*，1994），植株为二倍体植物。半夏染色体的数目变化复杂，2n = 115 = 8x + 3（Moore，1974），2n = 72 = 5x + 2（顾德兴等，1991）. 2n = 72 = 5x + 2，2n = 32 = 2x + 4（李 丽，1994*）。推测其基数 x = 14，在其种内存在着多倍性和非整倍多倍性的变化。狭叶半夏不仅是叶片形状与原种不同，而叶片微形态特征也发生了变异，故笔者认为它做为变型是合理的。

表 2 中国半夏属 4 种植物叶片扫描特征

Table 2 Characteristics of leaf surface of 4 species in *Pinellia* under SEM

种名	叶表面纹饰及附属物	叶表面气孔器特点			图版
		叶片表面反面气孔器密度（个/mm²）	大小（长×宽）μm	形状	
滴水珠 *P. cordata*	正面表皮细胞轮廓形成网眼状纹饰。反面有均匀的斑点纹饰，较 *P. ziguiensis* 叶反面的斑点纹饰少。	0.67×10^2	15.6×6.2 孔宽：1.875	保卫细胞小孔开得大，椭圆形	Ⅰ：5 Ⅰ：6
秭归半夏 *P. ziguiensis*（湖北秭归）	正面附属物少，表皮细胞形状清楚。多呈四边形、五边形等，细胞较观察的其它种大，反面有密集的斑点状纹饰。副卫细胞被斑点纹饰所掩盖。	0.17×10^2	26.2×9.4 孔宽：5	小孔开得大，长椭圆形	Ⅰ：1 Ⅰ：2
半夏 *P. ternata*（湖北神农架）	正面表皮细胞长多边形、多五边形、六边形。反面气孔器之间有条纹状纹饰。气孔器周围有稍暗的条纹状纹饰	1.3×10^2	21.2×9.4 孔宽：1.2	长椭圆形	Ⅰ：3 Ⅰ：4
狭叶半夏 *P. ternata* f. *angustata*	正面表皮上有一块集中分布的斑点状纹饰，表皮细胞多五边形。反面气孔器周围有较细的条纹状纹饰。	1.2×10^2	25×15.62 孔宽：4.4	椭圆形	Ⅰ：7 Ⅰ：8

2 花粉的电子扫描观察

2.1 材料和方法 材料来源见表 1，凭证标本除大半夏 *P. polyphylla* 一种外，均藏于华中师范大学生物系标本室。扫描电镜观察的花粉材料处理为用双面胶纸将花粉沾于样品台座上，喷镀金膜后，在 HITACHI S-450 型扫描电镜上观察、拍照（由华中农业大学电镜室协助拍照）。

2.2 结果 观察结果见表 3。

P. cordata 和 *P. ziguiensis*，*P. ternata* 花粉大小比较接近，推测此 2 种是平行发育的（黄秀兰等，1986；顾德兴等，1991）。*P. pedatisecta* 和 *P. yaoluopingensis* 两个种花粉的大

* 李 丽，1994. 中国半夏属的系统分类. 硕士论文，9～10

小都较*P. ternata*为小，结合其形态学特征：都进行有性生殖，叶柄上无珠芽；细胞学资料染色体计数均为26（李林初等，1985；郭巧生等，1988；顾德兴等，1991；李　丽*，1994)，推测这两个种的亲缘关系较近。花粉外壁纹饰在扫描电镜下观察则表现出一定程度的变异见表3，根据花粉外壁纹饰的特征和测得的花粉大小数据，结合经典分类学特征和过氧化物酶同工酶分析，结果见表4。我们推测，*P. ziguiensis*与*P. cordata*和*P. ternata*同时有着直接的亲缘关系，在*P. cordata*外壁大刺突之间被小刺突包围，在*P. ziguiensis*几乎无小刺突，但刺突排列密集，在*P. ternata*刺突大小均匀，排列匀称，刺突基部乳头状突起。*P. polyphylla*在大刺突之间有小刺突，其系统位置与*P. cordata*平行。*P. yaoluopingensis*刺突排列稀疏与*P. pedatisecta*有着直接亲缘关系（顾得兴等，1991)。人们通常认为孢粉学特征是较为稳定的、保守的性状，这在半夏属的研究中也得到了反映，从半夏属所获得的孢粉学资料，特别是花粉外壁纹饰的特征，根据原始被子植物花粉的演化趋势，我们推测花粉在半夏属中的演化趋势为：形状-近球形是原始的，向着球形的方向演化，演化成球形的花粉粒。萌发孔-有孔盖是原始的，无孔盖是特化的形状。外壁纹饰-表面具刺状突起纹饰，刺突之间分布小刺突，演化为刺突大小均匀的花粉。而刺突基部变粗不呈乳头状突起是原始的，刺突基部呈现乳头状突起是特化的形状，由此可见，*P. ternata*和*P. pedatisecta*是属内特化的类群。

表3　半夏属5种植物花粉形态特征

Table 3　Characteristics of pollen micromorphology in 5 species of *Pinellia* under SEM

种名	形状	大小（μm)	萌发孔	外壁纹饰	图版
滴水珠 *P. cordata*	近球形	(21.25～16.25) 18.75～16.87 (20～13.75)	远极单萌发孔，有孔盖。	表面具刺状突起纹饰，刺突的基部变粗，顶端急尖，大刺突被小刺突所包围，大刺突较大，刺突排列密。	Ⅱ：5
大半夏 *P. polyphylla*	近球形	(17.5～13.75) 15.62～14.37 (16.25～12.5)	远极单萌发孔，有孔盖。	表面具刺状突起纹饰，刺突的基部变粗，顶端渐尖，大刺突之间有小刺突，刺突排列稍稀。	Ⅱ：1
虎掌 *P. pedatisecta*	球形	(16.25～12.5) 14.37～14.06 (15.62～12.5)	远极单萌发孔，无孔盖。	表面具刺状突起纹饰，刺突基部呈明显的乳头状膨大，顶端渐尖，刺突大小均匀，无小刺突，刺突排列稍稀（同黄秀兰等1986)。	Ⅱ：4
秭归半夏 *P. ziguiensis* (湖北秭归)	近球形	(18.12～16.25) 17.81～15.94) (16.25～15.62)	远极单萌发孔，有孔盖。	表面具刺状突起纹饰，刺突基部变粗，稍呈乳头状膨大，顶端锐尖，刺突大小比较均匀，无小刺突，刺突排列密集。	Ⅱ：2
半夏 *P. ternata* (湖北神农架)	球形	(20～17.5) 18.75～18.12 (19.37～16.25)	远极单萌发孔，有孔盖。	表面具刺状突起纹饰，刺突基部呈明显的乳头状膨大顶端急尖，刺突大小比较均匀，无小刺突，刺突排列稍稀。	Ⅱ：3

3 过氧化物酶分析

3.1 材料与方法 分别选用新鲜植物发育正常的植株块茎，自来水漂洗，用滤纸吸干水分，分别称取 2g 块茎，用硫酸纸包好置于冰箱（冰室）1h 后，取出剪碎放入研钵中低温下研磨，研磨过程中陆续加入稀释 4 倍的 pH6.7，Tris－HCl 缓冲液 5 mL。快速研磨成均浆，冲洗于离心管中，在 10 000 r/min 下离心 15 min，取上清液于冰箱中保存备用。

聚丙烯酰胺凝胶电泳，分离胶以过硫酸胺作催化剂，凝胶浓度为 8%，浓缩胶以核黄素作催化剂，凝胶浓度为 2.8%，行光聚合。电极缓冲液为 Tris－clycine 缓冲液，pH8.3（胡能书等，1985）。用微量进样器进样，每个样槽进样 30μL，用 40%的蔗糖覆盖，用溴酚兰作指示剂，在冰箱中电泳，用 DDY－Ⅲ4 型稳压稳流电泳仪进行电泳，起始电压调至 100V，等到指示剂溴酚兰迁移至分离胶时，电压调至 200V，4h 后当溴酚兰迁移至胶下端约 1cm 处时停止电泳，取出后，测定溴酚兰在分离胶上的移动距离，然后剥胶、染色。过氧化物酶的染色采用联苯胺－醋酸染色法（胡能书等，1985），在室温下染色至酶带清楚（紫红色），然后取出凝胶用清水漂洗，用 5%醋酸固定，拍照，凝胶扫描。此实验重复 3 次，结果一致。

3.2 结果与分析 通过指示剂的迁移距离，用公式

Rf＝凝胶中酶蛋白区带中心的迁移距离/凝胶中指示剂的迁移距离

计算出每一酶带的 Rf 值（表 4）

根据 Rf 值分别绘制出各物种块茎中的过氧化物酶同工酶酶谱（图 1）。为便于分析，将各酶带依次编号为 A、B、C、D、E、F 带。

3.3 讨论 从同工酶谱图 1、表 4 可以看出：*Pinellia* 属中此 4 个种的块茎中过氧化物酶酶谱有 6 条不同的酶带从 A 带→F 带，其中 *P. cordata* 有 6 条，*P. pedatisecta* 有 4 条，*P. ternata* 有 3 条，*P. ziguiensis* 有 4 条。4 个物种的第一条带（A 带）Rf 值极相近和第 2 条带（B 带）Rf 值相近；第 6 条带（F 带）的 Rf 值相近，说明他们具有共同的来源，也表明此 4 个种在分子水平上具有内在联系。其中 F 带可视为主酶带，因为 F 带较强，而且 Rf 近相同。在湖北神农架采集的 *P. ternata* 和在湖北中医学院药植厂采集的 *P. ternata*，在湖北秭归采集的 *P. ziguiensis* 和湖北中医学院药植厂采集的 *P. ziguiensis* 的 A 带 Rf 值极接近。推测是蛋白质亚基极相近的蛋白质分子。*P. cordata* 和两个产地的 *P. ziguiensis* 的 C 带 Rf 相近。说明此 2 个物种的亲缘关系更接近。*P. cordata* 有 2 条特有的带 D 带和 E 带，活性弱，其

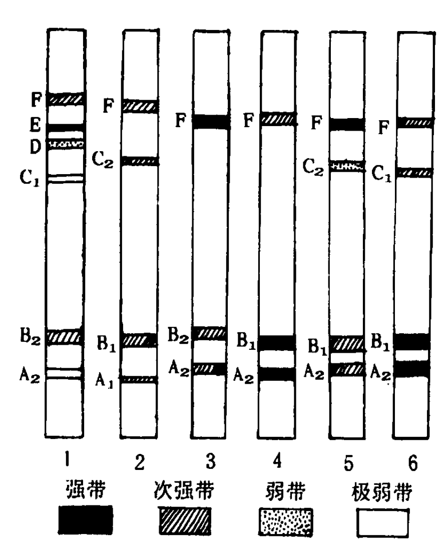


图 1 半夏属 4 种植物块茎过氧化物酶同工酶酶谱

Fig.1 Perosidase zymogram in 4 species of *Pinellia*

1. *P. cordata*; 2. *P. pedatisecta*; 3. *P. ternata*（湖北中医学院药植厂，栽培）4. *P. ternata*（湖北神农架）5. *P. ziguiensis*（湖北秭归）; 6. *P. ziguiensis*（湖北中医学院药植厂，栽培）

块茎中蛋白质分化程度低；而 *P. ternata* 缺 3 条带，缺 C 带、D 带、E 带，但其酶带中无极弱带，说明块茎中蛋白质分化程度高；*P. ziguiensis* 有 4 条酶带介于两者之间。这与形态性状演化是一致的。即 *P. cordata* → *P. ziguiensis* → *P. ternata* 。在神农架采集的半夏和在湖北中医学院药植厂采集的半夏，在形态上小叶片披针形，叶柄下着生一珠芽，佛焰苞片内缘两侧深紫色，其块茎的同工酶谱图几近相同见图 1 中的 3 和 4，有 3 个主带，在湖北中医学院药植厂采集的 *P. ziguiensis* ，和在秭归采集的 *P. ziguiensis* 小叶片大、呈倒卵状矩圆形，叶柄顶端（小叶片基部）和叶柄下部各着行一个珠芽，它们块茎的同工酶扫描图基本相同见图 1 中的 5 和 6，由此可看出 *P. ziguiensis* 与 *P. ternata* 有不同的蛋白质亚基，而不同产地的 *P. ternata*、*P. ziguiensis* 具有稳定相近的蛋白质亚基，说明同工酶具有稳定的特性，是分类学可靠的证据。而形态上比较相象的 *P. ziguiensis* 和 *P. ternata* 笔者认为还是单做为两个种为宜。

表 4　半夏属数种植物块茎过氧化物酶同工酶 Rf 值

Table 4　Rf value of perosidase zymogram of 4 species in *Pinellia*

种名 species	酶带的迁移率 Rf of bands								
	A_1	A_2	B_1	B_2	C_1	C_2	D	E	F
P. cordata		0.157		0.25	0.643		0.714	0.757	0.814
P. pedatisecta	0.143		0.229			0.686			0.814
P. ternata（中医院药植厂）		0.171		0.25					0.786
P. ternata（湖北神农架）		0.157	0.236						0.786
P. ziguiensis（中医院药植厂）		0.164	0.236			0. 671			0.786
P. ziguiensis（湖北秭归）		0.164	0:236		0.657				0.786

4　中国半夏属的分种检索表

1. 叶片不分裂
  2. 叶片非盾状着生
    3. 叶片长圆形或卵状长圆形，叶柄无珠芽、无匍匐枝 ………………………… 1. 石蜘蛛 **P. integrifolia** N. E. Brown
    3. 叶片为卵圆形，卵状三角形至戟形，叶柄有珠芽或块茎有匍匐枝
      4. 叶柄下部和顶部各有珠芽 1 枚，块茎无匍匐枝 ……………………………… 4. 滴水珠 **P. cordata** N. E. Brown
      4. 叶柄无珠芽，块茎有匍匐枝，枝端有小块茎 ………………………………… 3. 大半夏 **P. polyphylla** S. L. Hu
  2. 叶片盾状着生 …………………………………………………………………………………… 2. 盾叶半夏 **P. peltata** Pei
1. 叶片 3 深裂或 3 全裂或鸟足状分裂
  5. 叶片 3 全裂，形成三小叶复叶
    6. 叶柄无珠芽 ……………………………………………… 6. 鹞落坪半夏 **P. yaoluopingensis** X. H. Guo et X. L. Liu
    6. 叶柄有珠芽
      7. 叶柄顶端和叶柄下部各有珠芽 1 个，小叶片倒卵状矩圆形 ……………… 7. 秭归半夏 **P. ziguiensis** L. Li ined.
      7. 叶柄下部生有 1 个珠芽，小叶片阔披针形、披针形 ………………………… 8. 半夏 **P. ternata**（Thunb.）Breit
  5. 叶片 3 深裂或鸟足状分裂
    8. 叶片 3 深裂 ……………………………………………………………………… 5. 三裂叶半夏 **P. tripartita** Schott Syn.
    8. 叶片鸟足状分裂……………………………………………………………………………… 9. 虎掌 **P. pedatisecta** Schott

参考文献

刘晓龙，郭新弧，1986. 安徽半夏属一新种［J］. 云南植物研究，8（2）：223～224

李　恒，1979. 中国植物志第 13 卷 2 分册［M］. 北京：科学出版社，200～207

李 恒，1986. 天南星科的生态地理和起源［J］. 云南植物研究，**8**（4）：363～381

李林初，徐炳声，1986. 我国八种特有植物的染色体观察［J］. 植物分类学报，**24**（2）：157

胡世林，1977. 关于虎掌和天南星的考证［J］. 植物分类学报，**15**（2）：69～75

胡世林，1984. 半夏属药用植物一新种［J］. 药学学报，**19**（9）：712～714

胡世林，1989. 半夏的本草考证［J］. 中国中药杂志，**14**（11）：6～8

胡能书，万贤国，1985. 同工酶技术及其应用［M］. 湖南：科学技术出版社，104～110

郭巧生，庄文庆，1988. 掌叶半夏和东北天南星根尖染色体观察［J］. 吉林农业大学学报，**10**（2）：20～22

顾德兴，徐炳声，1991. 南京两种半夏群体水平变异式样的比较［J］. 植物分类学报，**29**（5）：423～430

黄秀兰，吕杆桢，苏中武，1986. 掌叶半夏、半夏、天南星的比较研究［J］. 中药材，(3)：23～26

Engler A, 1920. Araceae－Aroideae In: A Engler Das Pflanzenrich Regni vegetabilis conspectus Heft 73 (4, 23F) [J]. Im Verlag von H R Engelmann (J Cramer) Weinheim/Bergstr: 220～224

Moore R J, 1974. Index to Plant Chromosome Numbers for 1972 Regnum Vegetabile [J]. Utrecht, Netherlands: Published by Oosthoek, Seheltena, Holkema, Emmalaan 27, 20

图版说明

Plate Ⅰ *P. ziguiensis*（湖北秭归）；1. 叶面正面观（×150）；2. 叶面反面观（×550）；*P. ternata*（湖北神农架）；3. 叶面正面观（×150）；4. 叶面反面观（×550）；*P. cordata*；5. 叶面正面观（×150）；6. 叶面反面观（×550）；*P. ternata* f. *angustata*；7. 叶面正面观（×150）；8. 叶面反面观（×550）

Plate Ⅱ *P. polyphylla*；1. 远极面观（×4000）；*P. ziguiensis*；2. 远极面观（×4000）；*P. ternata*（湖北神农架）；3. 远极面观（×4000）；*P. pedatisecta*；4. 远极面观（×4000）；*P. cordata*；5. 远极面观（×4000）

Explanation of Plates

Plate Ⅰ *P. ziguiensis* (Zigui, Hubei) 1. Observation of the obverse side of the basileaf (×150); 2. Observation of the reverse side of the basileaf (×550); *P. ternata* (Shennongjia, Hubei) 3. Observation of the obverse side of the basileaf (×150); 4. Observation of the reverse side of the basileaf (×550); *P. cordata* 5. Observation of the obverse side of the basileaf (×150); 6. Observation of the reverse side of the basileaf (×550); *P. ternata f. angustata* 7. Observation of the obverse side of the basileaf (×150); 8. Observation of the reverse side of the basileaf (×550)

Plate Ⅱ *P. polyphylla*; 1. Observation in Polar (×4000); *P. ziguiensis* (Zigui, Hubei) 2. Observation in Polar (×4000); *P. ternata* (Shennongjia, Hubei); 3. Observation in Polar (×4000); *P. pedatisecta* 4. Observation in Polar (×4000); *P. cordata* 5. Observation in Polar (×4000)

* *

（上接441页）

Brent G D, Ralph E J, Boerner, 1995. Mycorrhizal dynamics of three woodl and herbs of contrasting phenology along topographic grentient [J]. *Amer J Bot*, **82** (11): 1426～1431

Gemma J N, Koske R E, 1988. Seasonal variation in spore abundance and dormancy of *Gigaspora gigantea* and in mycorrhizal inoculum potential of a dune soil [J]. *Mycologia*, **80** (2): 211～216

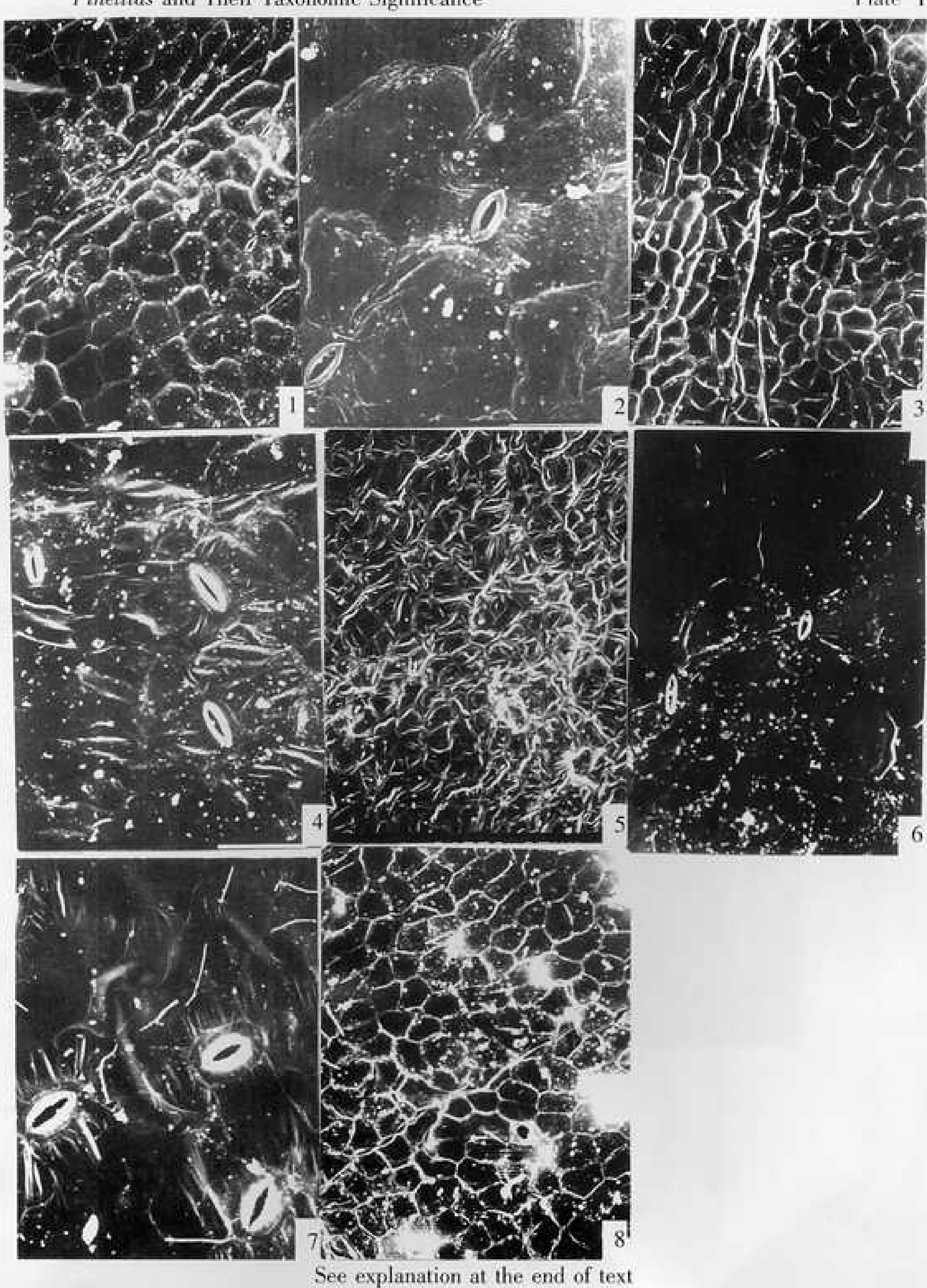
Giovannetti M, 1985. Seasonal variation of vesicular－arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune [J]. *Trans. Brit Mycol Soc*, **84**: 679～684

Hayman D S, 1982. The physiology of vesicular－arbuscular endomycorrhizal symbiosis [J]. *Can J Bot*, **61**: 944～963

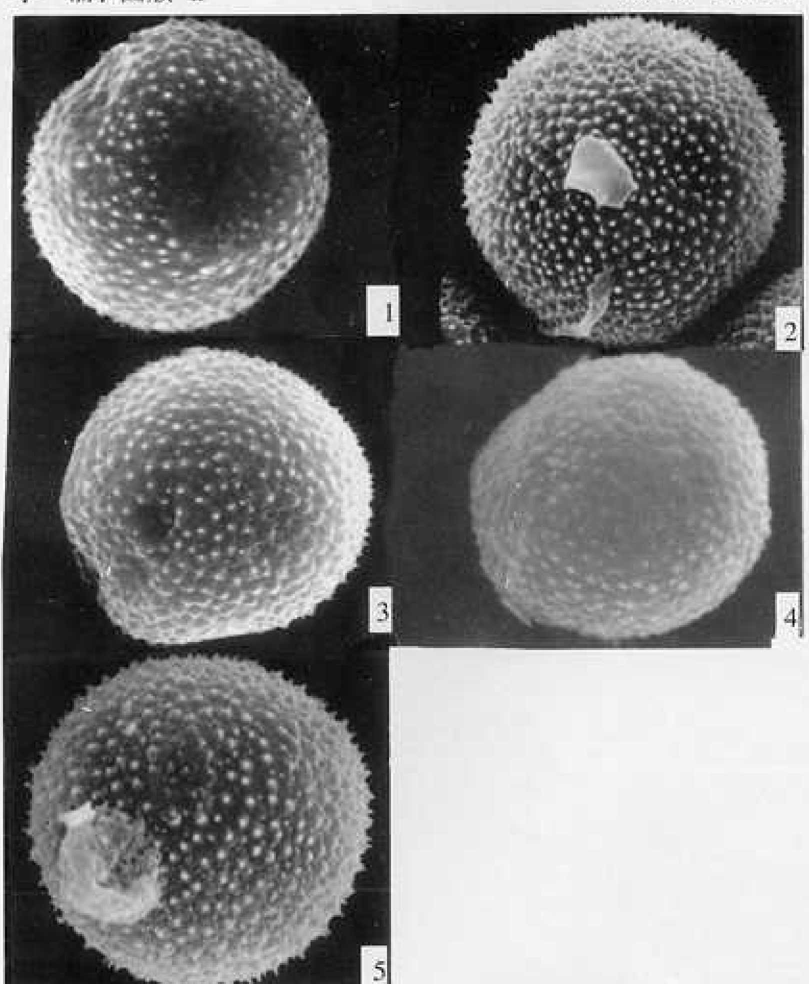
Mosse B, 1973. Advances in the study of vesicular arbuscular mycorrhiza [J]. *Annu Rev Phytopathol*, **11**: 171～196

Peterson R L, Farquhar M L, 1994. Mycorrhizas－integrated development between roots and fungi [J]. *Mycologia*, **86** (3): 311～326

Saif S R, Khan A G, 1975. The influence of season and stage of development of plant of endogone mycorrhiza of field－grown wheat [J]. *Can J Microbiol*, **21**: 1020～1024



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text